

# 螢火蟲的 傳承之道

■ 鄭明倫

在春天的山林裡，螢火蟲閃呀閃地四處飛舞，想把自己推銷出去，找個好伴侶繁衍後代。這一明一滅並不是隨興的行為，也不像家裡的燈只能單調地開開關關，而是大有學問。

## 浪漫與真實之間

「小小螢火蟲，飛到西飛到東，這邊亮，那邊亮，好像許多小燈籠。」很多人小時候都唱過這首兒歌，中學時可能也讀過唐朝詩人杜牧在〈秋夕〉中所寫「銀燭秋光冷畫屏，輕羅小扇撲流螢……」的詩句。螢火蟲的光總給人們許多童年的回憶和浪漫的想像，但對螢火蟲來說，發光攸關著命脈存續，不能亂閃一通，得依照上天給的規矩，也就是經過環境和族裔之間的各種試探所演化出來的一套法則來運行。

對螢火蟲來說，發光攸關著命脈存續，不能亂閃一通，得依照上天給的規矩，也就是經過環境和族裔之間的各種試探所演化出來的一套法則來運行。



螢火蟲的光訊號溝通成功與否是傳續命脈的一大門檻（圖片來源：陳燦榮）



螢火蟲的身體較柔軟，能扭腰擺臀，不像多數甲蟲外殼堅硬而腹部不能扭動。（圖片來源：陳燦榮）



鹿野氏黑脈螢是典型的日行性螢火蟲，體色鮮艷，沒有明顯的發光器，主要靠氣味尋找配偶。  
(圖片來源：陳燦榮)



黑翅螢的雌、雄蟲都能發出閃爍光訊號，美語常用 lightning bug 來稱呼這樣的螢火蟲。

螢火蟲在分類上屬鞘翅目螢科，全世界大約有二千餘種，分布在極地和紐西蘭以外的世界各地，熱帶地區的種類較多。跟其他甲蟲相較，牠們的外殼較軟，腹部各節的連結較具彈性。已知的螢火蟲幼蟲都會發光，但約有1/4到1/3種類的成蟲是在白天活動，只能發出微弱光或根本不發光，主要依靠氣味尋找配偶。

夜間活動的種類則可分成3種主要的發光求偶形式：第一類是雌蟲發光，吸引不發光或僅發微弱光的雄蟲前來；第二類是兩性都會發出持續光或斷續光；第三類是兩性都會發出閃光，可以利用閃光訊號「對話」，當中有某些種類演化出齊燦行為。但是無論何種發光類型，化學訊號或多或少仍在求偶過程中發揮功能。

許多螢火蟲體內含有有毒或辛辣的化學物質，對一般的捕食性天敵來說不好吃，甚至可能致死，因此發光也被認為具有警告夜行性天敵的功能，如同鮮豔或高反差的警戒色之於日行性天敵一般。幼蟲是肉食性的，獵殺小型無脊椎動物或取食其他動物屍骸。大多數種類羽化為成蟲後便不再進食，或僅舔食露水或植物的蜜露，但美洲有一個類群的成蟲會捕食其他種類的螢火蟲，甚至同類相殘，是當中的異數。



交配中的大陸窗螢。雌蟲腹部碩大但不會飛，英文一般稱這樣的雌蟲為 glowworm，雌、雄蟲都能發出持續光訊號。(圖片來源：陳燦榮)



不少日行性螢火蟲具有桃紅色腹面，是醒目的警戒色。圖中是赤腹窗螢雄蟲。(圖片來源：陳燦榮)



會發出閃爍光的螢火蟲系族雖然不多，但是種類數卻占了螢科總種類數約2 / 5，顯然演化出閃爍光訊號後讓這些系族枝繁葉茂。

## 會閃爍的螢火蟲

螢科的7 ~ 9個亞科（視不同分類系統而定）中只有3個亞科的某些類群演化出閃爍光訊號，牠們集中在熠螢亞科、妖婦螢亞科和螢亞科所屬的核斑螢、壘胸螢、笠胸螢等少數幾個屬內。熠螢亞科分布在歐、亞、非、澳和大洋洲的一些島嶼，其餘類群則生活在美洲和加勒比海島嶼。

會閃光的螢火蟲在形態上有個共同點，即大型的發光器，幾乎占滿所在位置的腹節，在雄蟲中占有兩節，在雌蟲中僅占有一節。在光訊號的物理特性上，各類群的閃光訊號都是偏黃的光色，而發出持續光或斷續光的螢火蟲的光色則偏綠。

會發出閃爍光的螢火蟲系族雖然不多，種類數卻占了螢科總種類數約2 / 5，顯然演化出閃爍光訊號讓這些系族枝繁葉茂。而從譜系的角度來看，閃爍光訊號是在各個亞科間平行演化而來，並非單次演化事件所產生的。



捕食蝸牛中的大陸窗螢幼蟲，牠們中空的尖銳大顎能刺穿獵物，並注入唾液使獵物麻痺，在體外初步消化後吸入肉糜汁液。（圖片來源：陳燦榮）

台灣已鑑定出學名的螢火蟲有54種，加上近年來新發現、尚未完成鑑定或命名的種類則至少有70種。當中能發出閃爍光的都屬於熠螢亞科的成員，包含熠螢屬、水生螢屬和部分的脈翅螢屬，目前共約15種。大多數熠螢種類的成蟲都出現在春季，例如賞螢季通常以黑翅螢為主角；水生螢中的黃綠螢曾是水田環境的常客，近十多



螢火蟲成蟲一般不再取食，有的則會舔食露水或蜜露。圖中是正在享用血桐葉片基部蜜腺點的赤翅雙槲角螢。



北美的妖婦螢雌蟲會模擬其他類群雌蟲的光訊號，引誘雄蟲前來後把牠們吃掉，甚至主動出擊獵食。除了飽餐一頓外，也獲取獵物體內的化學防禦物質。

年來則常被以「復育」為名四處放養；脈翅螢中多數的種類都散發綠色的持續光，褐頭脈翅螢則是少數發出黃色閃爍光的種類。

其他會發光的夜行性螢火蟲類群都是發出持續光或斷續光，成蟲多半出現在秋季和冬季。這種成蟲出現季節的差異有系族上的關聯性，並不全然是適應的結果。

## 閃爍光訊號解碼

科學家很早以前便知道螢火蟲的光訊



大端黑螢的雄蟲（左）有兩節蠟白色的發光器，雌蟲（右）僅有一節，幾乎占滿所在腹節的大型發光器是發出閃爍光的螢火蟲的共同特徵之一。（圖片來源：陳燦榮）



單隻條背螢雄蟲的飛行發光軌跡照片，發光節奏是單閃型，每個閃光的持續時間稍長，約等於兩閃之間的時間，使得軌跡看起來像黃色虛線。（圖片來源：陳燦榮）

號主要用來求偶，但是這樣的訊號只是為了讓對方在暗夜中找到彼此嗎？或帶有更多意涵？

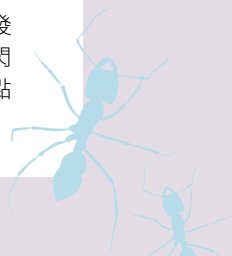
某些螢火蟲類群用閃爍光訊號來「對話」，牠們之間的溝通並不只是單純的訊號辨識，還包含過程中的互動和訊號應答。因此對話的雙方要能夠互相「解碼」，解讀訊號所代表的訊息，然後做出對方也能理解的訊號回應，通常同種的個體才辦得到。我們自然無法直接得知這些訊息，但可藉由分析訊號和觀察收訊者的行為反應



數隻山窗螢雄蟲經相機長時間曝光後所得的飛行發光軌跡，牠們發出偏綠色的持續光，因此軌跡看似數條綠色曲線。（圖片來源：陳燦榮）



群飛的黑翅螢雄蟲所留下的飛行發光軌跡照片，發光節奏是單閃型，每個閃光的持續時間較短，兩閃之間的時間較久，使得軌跡看起來像黃色點線。（圖片來源：陳燦榮）





數隻在樹冠下高飛的端黑螢雄蟲所留下的飛行發光軌跡照片，發光節奏是間歇快閃型，每個節奏中有8～12次快速閃光和很長的間隔，使得軌跡看起來不連接。（圖片來源：陳燦榮）



褐頭脈翅螢雄蟲的發光節奏是每次三連閃，隔約2～3秒後再三連閃。（圖片來源：陳燦榮）

來推測訊息的內容。

早期的螢火蟲閃爍光研究集中在各個物種獨特的閃爍光特性和訊號應答的模式。閃爍光的特性呈現在訊號的節拍和節奏間，節拍是光訊號的長短和兩閃之間的時間，節奏是每個完整訊號的閃光數（例如三連閃）和時間長短。會發出閃爍光的螢火蟲都有種內特定的節拍和節奏，特別是雄蟲的訊號，這樣才能讓雌蟲從光訊號辨識同種的同伴。

雌蟲的光訊號通常比雄蟲簡單，但具有獨特性，主要呈現在回應的時間差和節奏上，例如雄蟲發光半秒後雌蟲回應單次閃光。不少種類的雌蟲是以相當固定的時間差回應雄蟲的發光，但如日本的源氏螢雌蟲的回應時間差則不固定，雄蟲通常還要做繞行等動作才會得到雌蟲的青睞。

近十多年來由於量測和模擬儀器的進步，科學家得以進一步窺探閃爍光訊號的訊息。原來閃爍光訊號所包含的不只是種間差異大、種內變異小的物種辨識密碼，還有更細微的個體差異，也就是「個蟲」特質，而這正是雌蟲藉以選擇配偶的評估條件。

1995年，當時還是美國堪薩斯大學昆蟲系碩士班研究生的馬克·布然亨（Marc A. Branham）首度以LED模擬光訊號的方式，證實了某種核斑螢的雌蟲會偏好節奏較快的模擬光訊號，這個簡單卻充滿創意的實驗登上了1996年的《自然》（*Nature*）雜誌。隨後不少研究也發現不同種類的雌蟲會偏好不同特性。

但是這些雄蟲個體間的閃爍光訊號差異到底代表什麼意義，何以雌蟲會據以挑

**閃爍光訊號所包含的不只是種間差異大、種內變異小的物種辨識密碼，還有更細微的個體差異，也就是「個蟲」特質，而這正是雌蟲藉以擇偶的評估條件。**



紋胸黑翅螢的雄蟲在群飛時，偶爾會出現短暫的小集團齊燦現象。（圖片來源：陳燦榮）

選配偶？很多種類的雌蟲一生只交配一次，雌蟲應當會挑選「較優」的雄蟲以增加子代的存活和成功機會。2004年由莎拉·路惹絲（Sara M. Lewis）博士領導的美國塔夫斯大學（Tufts University）的研究團隊，首度證實雄蟲的光訊號的確是個能反映雄蟲狀況的指標。

在交配時，某些類群的雄蟲會以精包（spermatophore）傳遞一些營養物質給配偶，當成求偶禮物以製造／產出更多的卵。研究團隊發現大核斑螢雄蟲的閃光節拍長短和求偶禮物的質量呈正相關，且雌蟲偏好和閃光節拍較長的雄蟲交配。但是這個

團隊也發現有些核斑螢種類雄蟲的光訊號特性和求偶禮物的質量無明顯關聯性，他們究竟如何靠光擇偶還需進一步研究。

在很多會發出閃爍光的螢火蟲類群中都可發現求偶禮物，但是在發出持續光的螢火蟲中則較少或沒有，因此持續光訊號中也沒有相關的訊息。

## 閃爍光大車拚

會閃爍的螢火蟲中有的類群演化出更精巧的齊燦行為，數十隻到上千隻的雄蟲會在飛行中或聚集在樹上同時明滅，或像



雄性螢火蟲的閃光訊號並非一成不變，而能隨情境（擁擠程度、生理狀況、活動時間、溫度等）調控，雌蟲的偏好在相當程度上也是隨情境決定的。

跑馬燈般地次地明滅。在亞洲，齊燦螢類中的褶翅螢屬是最有名的一群，廣泛分布在東南亞，特別是在河口紅樹林區，是很多國家推廣賞螢活動的重要資源。

過去以為螢火蟲的齊燦行為像夏天傍晚常出現的蚊柱，一群雄蚊聚集在一起飛行，靠聲音吸引雌蟲前來，只不過把聲音改成閃爍光。但是後來發現齊燦螢類的雌蟲多半停棲在集群附近，因此雄蟲並不需要靠齊燦產生的亮光吸引遠方的雌蟲前來，齊燦反而讓周遭充滿競爭對手。況且雄蟲平時也有自己的閃爍光節奏，當聚集到某種程度時才會轉成齊燦節奏，並非不能調整，那為什麼會發展出齊燦的行為？

康乃狄克大學的安德魯·莫伊塞夫（Andrew Moiseff）博士等人在 2010 年在《科學》（*Science*）雜誌提出新見解。他們以同步和不同步的 LED 模擬閃爍光測試卡羅萊納核斑螢雌蟲的回應，發現雌蟲回應同步閃爍光的比率，比回應非同步光的高出數倍到數十倍。

他們推論當空間中的雄蟲擁擠到某種程度時，雌蟲視野中滿天混亂的閃光會讓牠很難回應單一雄蟲，甚至難以辨識同種伙伴，而齊燦讓雌蟲能快速排除非我族類者，或是跟不上齊燦節奏的雄蟲。簡單地說，這個假說認為雌蟲的需求造成選汰壓

力，使得雄蟲演化出齊燦行為。但是如何從這些齊燦的集團中挑選出中意的個體，則必須經過更多步驟（如飛行追逐）來實現。

臺南大學黃文伯博士的研究團隊也曾發現台灣的螢火蟲中，黑翅螢和紋胸黑翅螢在飛行時有時會出現小集團性的齊燦現象，且發光節奏和單隻或只有少數個體時不同，明顯增快。從錄影中發現，在這些小集團中有些雄性個體可能是引發齊燦者，其他雄蟲則是跟隨者。引發者通常會維持一定的閃爍光節奏，跟隨者則未必都跟得上，有的在閃了幾次後便脫節，這時脫節者會暫時停止發光，再重新跟上齊燦節奏。

或許這些發動者是所謂的優勢雄性，本身的良好狀況而能維持一定的節奏。若雌蟲也選擇這樣的雄蟲，則前段問題的答案便有了線索。這背後潛藏的更大意涵是，齊燦可能也源自雄性間的競爭，而非單純受到雌蟲需求所選汰。

由這些發現也可得知，雄性螢火蟲的閃光訊號並非一成不變，而能隨情境（擁擠程度、生理狀況、活動時間、溫度等）調整，但必須在收訊者可以辨識和解讀的範圍內改變。既然如此，何不把閃光訊號都調整到雌蟲偏好的節奏呢？答案顯然沒那麼簡單。雌蟲的偏好在相當程度上也是



交配中的雲南扁螢。宛如幼蟲的雌蟲比雄蟲大得多，這類雄蟲在求偶時即使提供了求偶禮物，所能提供的營養對雌蟲繁殖所需也微不足道。

由情境所決定，比如雄蟲的密度（或雌蟲的密度，意味交配的機會和等待的時間長短）、溫度、生理狀況等。

臺灣大學楊平世教授的研究團隊發現，在雄多雌少的實驗條件下，黑翅螢雌蟲會很快地選擇和大型雄蟲交配，小型雄蟲幾乎不受青睞。但雌多雄少時，雌蟲雖然仍偏好大型雄蟲，對小型雄蟲的接受度卻會提高。在野外環境中，等待的時間越久對雌蟲本身越不利，不僅消耗自身能量，降低交配機會，還增加被捕食的風險。

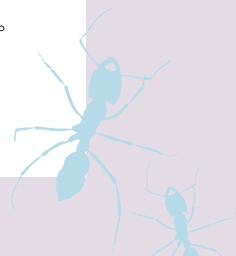
## 閃爍光是怎麼調控的

螢火蟲的發光是發光素和氧氣發生氧

化反應的副產物，大部分的能量以光的形式釋放。在 2001 年科學家才發現，氧化後的發光素能經由酵素作用還原成發光素。同一年，塔夫斯大學和合作的團隊在《科學》雜誌上報導了螢火蟲調控閃爍光的生理機制，一氧化氮在當中扮演重要的角色。

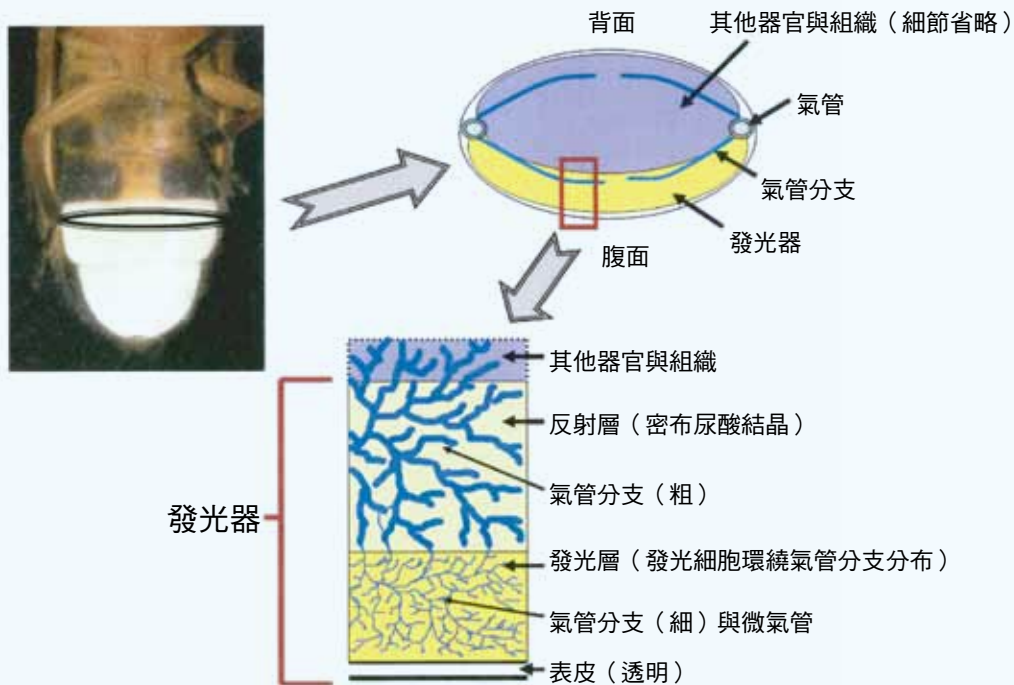
螢火蟲發光器的發光層主要由發光細胞構成，發光細胞圍繞在氣管分支旁，細胞內的粒線體也集中在靠近氣管的區域，發光作用所在的過氧化體則散布在細胞內。平時氧氣進入發光細胞時會先被粒線體所利用，代謝製造出生物能直接使用的能量現金：三磷酸腺苷（ATP）。

發光反應發生前，三磷酸腺苷會先和發光素結合成高能量狀態的發光素化腺苷酸。





## 散發閃爍光的螢火蟲的腹部橫切面示意圖



發光器可分為三層，最外層是透明表皮，讓光透出；第二層是發光層，是發光的主要場所；第三層是反射層，把光反射出去。發光器外觀白色的部分其實是透過透明表皮所看到的發光層。

當神經細胞接收刺激訊號傳達到發光器時，發光器內氣管末端的端細胞會合成一氧化氮，抑制粒線體消耗氧氣，使得氧氣順利進入發光細胞抵達過氧化體，在發光酵素和鎂離子的催化下順利和發光素化腺苷酸反應，而釋放出光。產生的光接著又讓一氧化氮分解，粒線體恢復氧氣的消耗。如此周而復始，形成了一明一滅的訊號。

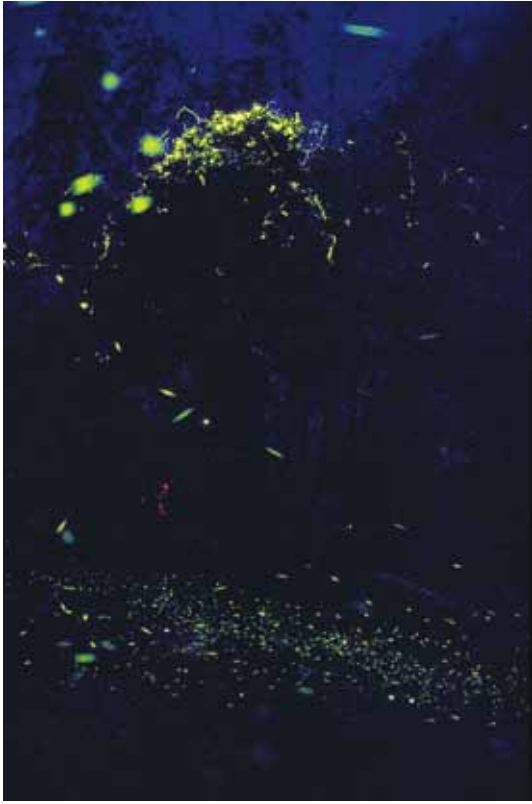
(比休息時高出約 6 成)；而比較會閃光和不會發光的螢火蟲種類的代謝率，經過體重標準化程序後，發現兩者的代謝率也相差無幾，因此認為發出閃爍光訊號對螢火蟲來說並非太耗能的行為。

## 發光是吃力的運動嗎

科學家通常是比較休息時和進行某個行為或動作時的耗氧量(或二氧化碳產生量)，換算成代謝率，以了解其耗能狀況。塔夫斯大學團隊發現，停滯的螢火蟲在發出閃爍光訊號時的代謝率雖然比不發光時高出約 4 成，但不及單純走動時的代謝率



北美的核斑螢常做為研究螢火蟲發光行為生態學的材料



台灣有豐富的螢火蟲資源，是研究的好基地。圖中在樹林的上、中、底層各有不同種類的螢火蟲活動，發出不同的閃爍光節奏。（圖片來源：陳燦榮）

最近新竹清華大學李家維教授的研究團隊首度報導了，螢火蟲發光器內帶有一種稱為脂肪酸結合蛋白（FABP）的小型蛋白質，由於發現自黑翅螢，因此命名為lcFABP（lc取自學名）。這種蛋白質主要分布在發光器的發光層，特別是在發光細胞的細胞核和細胞質液內，占了細胞質液內各類蛋白質總量的15%。

lcFABP的確實功能尚不清楚，但類似的蛋白質在飛蝗及其他脊椎動物的細胞內和脂質代謝有關，且數量跟脂質的代謝速率相關。例如沙漠飛蝗的飛行肌肉細胞質

液內的脂肪酸結合蛋白便占了所有蛋白質的18%，一般認為如此集中分布能有效供應飛蝗長距離遷移時飛行肌肉所需的能量。

由於黑翅螢發光細胞內的FABP含量和飛蝗飛行肌肉細胞相當，比起其他動物則高出許多，是否意味著發出閃爍光訊號如同飛行般耗能？或高脂肪酸結合蛋白含量和集中分布另有未解的功能？這部分和前述塔夫斯大學團隊所做的實驗推論並不一致，有待更多的研究來驗證。

## 螢火蟲光訊號研究的展望

變化多端的螢火蟲光訊號是研究演化和行為生態議題的熱門對象。近十多年來對螢火蟲光訊號的研究，科學家已逐漸解開閃光訊號的調控、模式和行為機制，但是每解開一個謎團，便有更多的謎團需要再接再厲地驗證或深究。要從既有的資訊中釐清脈絡，洞悉核心，問對問題，往往是最關鍵的知識。

台灣有豐富的螢火蟲資源，不僅種類繁多，在生態和行為上也具備高度的多樣性，是研究螢火蟲的極佳基地。期盼更多的年輕學子能在閱讀或觀察過程中產生興趣，發現問題，並培養追根究柢的精神和解決問題的方法，利用台灣豐富的螢火蟲資源，共同砌建螢火蟲乃至生物學知識的殿堂。

鄭明倫

國立自然科學博物館動物學組

